

Ecología

## Diversidad taxonómica alfa y beta del ensamblaje de peces continentales de la cuenca del río Ameca, México

### *Alfa and beta taxonomic diversity of the freshwater fish assemblage of the Ameca River Basin, Mexico*

Eréndira Canales-Gómez<sup>a, b</sup>, Karen Elizabeth Peña-Joya<sup>b, \*</sup> y Jorge Téllez-López<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de la Costa, Programa de Doctorado en Ciencias para el Desarrollo, la Sustentabilidad y el Turismo, Av. Universidad 203, Delegación Ixtapa, 48280 Puerto Vallarta, Jalisco, México

<sup>b</sup> Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de la Costa, Laboratorio de Ecología, Paisaje y Sociedad, Av. Universidad 203, Delegación Ixtapa, 48280 Puerto Vallarta, Jalisco, México

\*Autor para correspondencia: karen.joya@academicos.udg.mx (K.E. Peña-Joya)

Recibido: 26 febrero 2020; aceptado: 21 agosto 2020

#### Resumen

El presente estudio evaluó la diversidad alfa y beta del ensamblaje de peces de la cuenca del río Ameca incorporando su estructura taxonómica. Para ésto, se integraron registros de bases de datos, literatura científica y datos de campo. Se utilizaron índices de distintividad taxonómica para evaluar el ensamblaje de peces y la diversidad beta se determinó con índices de disimilitud de especies y taxonómica. Se presenta el listado taxonómico más actualizado para el área conformado por 74 especies, entre las cuales se presentan nuevos registros, especies translocadas, introducidas y ampliaciones de distribución. Se revelan discrepancias espaciales entre la riqueza y la diversidad taxonómica de la ictiofauna, ya que la riqueza es mayor en las partes altas, mientras que la diversidad taxonómica es superior en las partes bajas. Así mismo, se detectaron diferencias en la composición del ensamblaje de peces tanto a nivel de especie como a niveles taxonómicos supraespecíficos, que se presentan entre las partes altas y bajas, ésto enfatiza la importancia de mantener la conectividad entre los ríos de la región. El enfoque de especies y taxones superiores de este estudio ofrece información más completa sobre el ensamblaje de peces que permitirá priorizar áreas para su conservación bajo una perspectiva integral.

*Palabras clave:* Ictiofauna; Listado taxonómico; Distintividad taxonómica; Disimilitud taxonómica; Distribución espacial; Áreas de conservación

#### Abstract

Alpha and beta diversity of the fish assemblage of the Ameca River basin were evaluated incorporating their taxonomic structure. Records from species databases, scientific literature, and field data were collected. Taxonomic distinctness indexes were used to assess the fish assemblage and the Beta diversity was determined through a species

and taxonomic dissimilarity index. The most updated taxonomic list for the region, conformed by 74 species, is presented, including new records, translocated and introduced species and expansion of distributions ranges. Spatial discrepancies between ichthyofaunal richness and taxonomic diversity were found, as richness was highest in the upper basin, whereas taxonomic diversity showed the opposite trend. Likewise, we detected differences in the composition of the assemblages between the upper and lower basins, and these differences occurred at both the species and supra-specific taxonomic levels, highlighting the importance of maintaining river connectivity in the region. The approach of species and higher taxa used in this study provided comprehensive information regarding fish assemblages, which would enable to prioritize conservation areas from an integrative perspective.

*Keywords:* Ichthyofauna; Taxonomic list; Taxonomic distinctness; Taxonomic dissimilarity; Spatial distribution; Conservation areas

## Introducción

La riqueza de peces de agua dulce de México supera las 500 especies representando alrededor de 60% y 4.5% de la ictiofauna continental de Norteamérica y mundial, respectivamente (Contreras-Balderas et al., 2002, 2008; Espinosa-Pérez et al., 1993; Miller et al., 2005). Sin embargo, cerca de 40% de las especies se encuentran bajo algún grado de riesgo (Ceballos et al., 2017). Las amenazas a la biodiversidad de peces implican no solo la pérdida de especies, sino también la alteración y/o pérdida de las funciones que desempeñan en el ecosistema y sus distintas contribuciones al bienestar humano (Burkhead, 2012; Helfman, 2007; Holmlund y Hammer, 1999).

A pesar de la gran diversidad e importancia de la ictiofauna mexicana, existen vacíos de información sobre su distribución, lo que dificulta el diseño, planeación y aplicación de medidas de conservación efectivas que permitan mantener y recuperar sus poblaciones (Abell, 2002; Dudgeon et al., 2006; Duncan y Lockwood, 2001; Lyons et al., 2020; Moyle et al., 2013). Esto es particularmente importante para cuencas de alta riqueza y endemismo, las cuales se encuentran inmersas en una dinámica de fuertes presiones antrópicas como es el caso de la cuenca del río Ameca, localizada al occidente de México (Contreras-MacBeath et al., 2014; Espinosa-Pérez, 2014; Miller et al., 2009).

La riqueza de especies de esta región ha sido bien documentada para la parte alta, donde se han reportado cerca de 20 especies (5 endémicas) (Miller et al., 2009; Pedraza-Marrón, 2011). Sin embargo, los trabajos que consideran la totalidad de la cuenca son escasos y no han estudiado suficientemente la parte baja y la desembocadura. Entre ellos se encuentran los de López-López y Paulo-Maya (2001), Guzmán y Lyons (2003) y Pedraza-Marrón (2011), quienes reportan una riqueza de 26, 50 y 29 especies respectivamente (especies nativas e introducidas). Esta disparidad en la riqueza reportada

y la insuficiencia de estudios en las partes bajas de la cuenca demanda la actualización del listado taxonómico regional espacialmente explícito que permita, en conjunto con evaluaciones de la diversidad, la identificación de áreas de importancia para la conservación de este grupo.

Esto es prioritario debido a que la cuenca del Ameca se encuentra bajo fuertes presiones antrópicas como la sobreexplotación del agua, construcción de presas, contaminación (municipal e industrial), expansión urbana y cambio de uso de suelo, que han generado alteraciones en su funcionamiento ec hidrológico (Garrido et al., 2010). Estas presiones alteran o generan pérdida de hábitats debido a la modificación del régimen de flujo y caudal, cambios en la estructura física de los ríos, alteración del movimiento y transporte de materia orgánica, cambios en la dinámica de disponibilidad, estructura y duración de hábitats ribereños, disminución de la calidad del agua, entre otras (Poff et al., 1997). Dichos cambios pueden tener respuestas ecológicas diferenciadas en la biota acuática nativa no adaptada a las nuevas condiciones y que podría implicar estrés y modificaciones en su conducta y éxito reproductivo, susceptibilidad a enfermedades o parásitos y cambios en la dinámica trófica (Hockley et al., 2014; Macías-García, 2014; Winemiller y Jepsen, 1998). Lo cual resulta en afectaciones en la composición, abundancia y desempeño de sus funciones ecosistémicas y favorecimiento para el establecimiento de especies exóticas (Agostinho et al., 2016; Van Looy et al., 2014). Algunas de estas afectaciones ya han sido documentadas en la región, principalmente reducción de la diversidad de especies nativas e incremento de exóticas, reducción en la estabilidad de las poblaciones nativas y extinciones locales y regionales (Domínguez-Domínguez et al., 2008; López-López y Paulo-Maya, 2001; Pedraza-Marrón, 2011). Tales problemáticas podrían agravarse por la implementación de políticas de manejo del agua, como la supresión de vedas para aprovechamiento de agua superficial para satisfacer la demanda actual y futura de una población en constante

incremento, y por las tasas aceleradas de expansión urbana, tanto en la cuenca baja como en la alta (Baños-Francia, 2010; DOF, 2018a, b; Zarco et al., 2010).

Bajo el contexto anterior, surge la necesidad de generar información actualizada sobre la diversidad de peces para promover su conservación en el río Ameca. En este sentido, los índices de distintividad taxonómica pueden ser utilizados para identificar zonas con mayor diversidad incorporando información histórico-evolutiva basada en las relaciones taxonómicas de las especies (García-de Jesús et al., 2016). Así mismo, estos índices pueden identificar cambios de la comunidad de peces a causa de presiones antrópicas, lo cual es esencial para establecer directrices sobre su conservación y manejo (Saldívar-Lucio y Reyes-Bonilla, 2011).

El objetivo de este trabajo fue actualizar el listado de la ictiofauna continental de la cuenca del río Ameca, así como evaluar la diversidad de alfa y beta incorporando la estructura taxonómica del ensamblaje de peces de las 7 subcuencas que la integran. Con estos elementos se identifican cambios en

la composición de peces y las áreas de mayor importancia para la conservación de este grupo taxonómico.

## Materiales y métodos

El análisis comprendió la cuenca del río Ameca, la cual conforma la región hidrológica 14 (RH14) y se ubica al occidente de México en una de las regiones más pobladas del país (fig. 1). Tiene una extensión de 12,555 km<sup>2</sup> y un escurrimiento natural medio anual superficial de 2,205 millones de m<sup>3</sup> (Conagua, 2014). El río Ameca nace cerca de La Primavera, al centro del estado de Jalisco y discurre por 205 km hacia el oeste, recibiendo en su trayecto los aportes de los sistemas fluviales Cocula-Salado (RH14Aa, RH14Ab), Atenguillo, Pijinto, Ahuacatlán (RH14Ba, RH14Bb, RH14Bc) y Talpa-Mascota e Ixtapa (RH14Ca-Cb, RH14Cc) (Conagua, 2014). Desemboca en la planicie fluvial, formando una serie de meandros antes de verter sus aguas en la bahía de Banderas, en el océano Pacífico (Inegi, 2000).

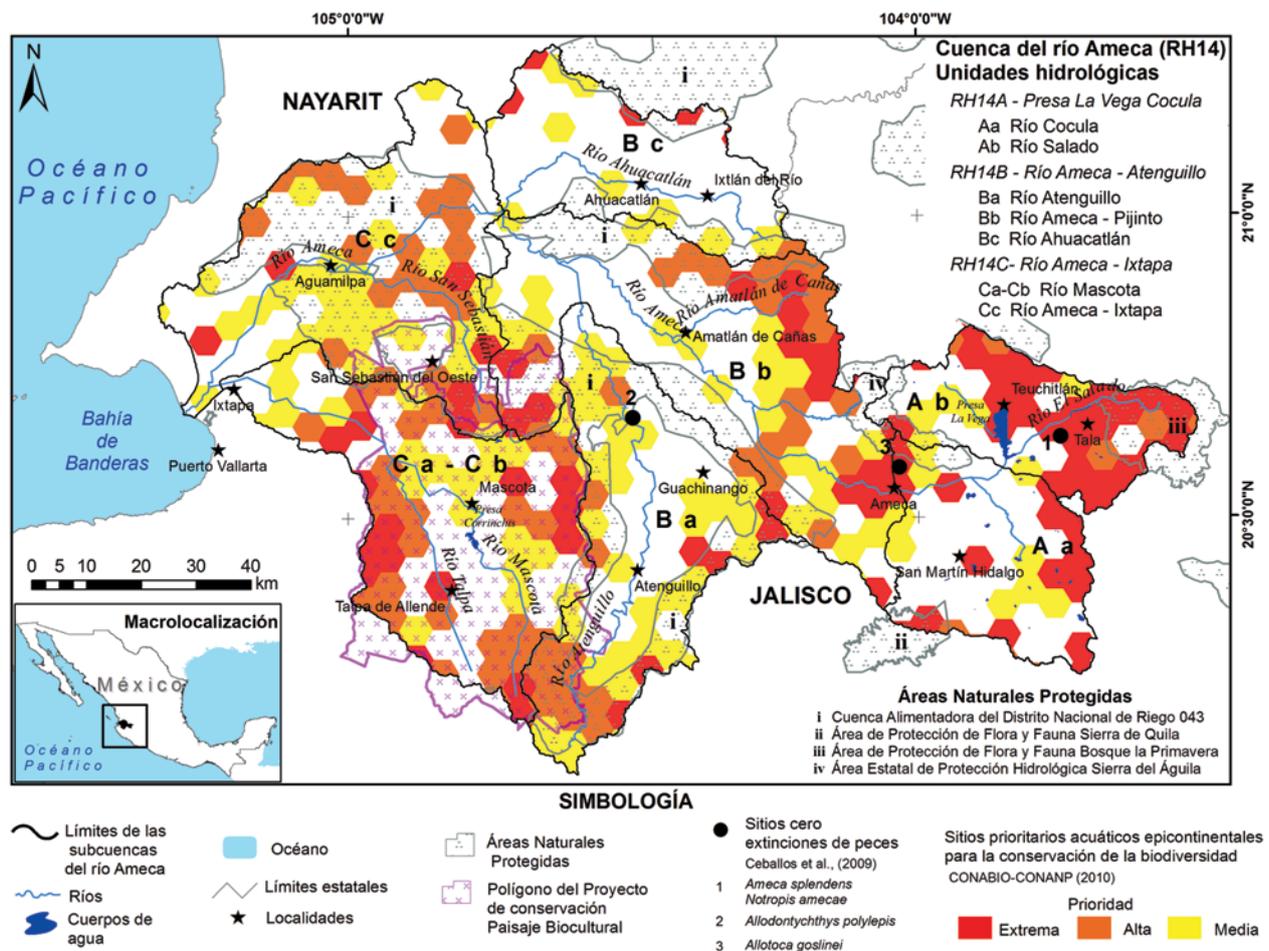


Figura 1. Ubicación de la cuenca del río Ameca y las subcuencas que la conforman.

El territorio de la cuenca comprende, de este a oeste 6 subprovincias fisiográficas: Guadalajara, Chapala, Sierras de Jalisco, Sierras Neovolcánicas Nayaritas, Mesetas y Cañadas del Sur y Sierras de la Costa de Jalisco y Colima (Valdivia-Ornelas y Castillo-Aja, 2001). La cuenca alberga 2% de los bosques primarios y secundarios del país, principalmente asociaciones de pino-encino y bosques tropicales, distribuidos en la región de climas templados y cálidos respectivamente (Cuevas et al., 2010; Inegi, 2017). Sin embargo, se registra un alto porcentaje de superficie con vegetación secundaria (20- 40%), contigua a las zonas agrícolas presentes a lo largo de la cuenca (Cuevas et al., 2010; Inegi, 2017).

Particularmente, la parte baja de la cuenca (Ca-Cb y Cc) comprende principalmente la provincia Sierras de la Costa de Jalisco y Colima (Valdivia-Ornelas y Castillo-Aja, 2001). En esta parte de la cuenca se presenta un clima cálido subhúmedo en zonas bajas y templado subhúmedo en zonas elevadas. Los tipos de vegetación siguen este arreglo, donde los bosques tropicales predominan en las zonas bajas y bosques templados en zonas elevadas (Inegi, 1991). En la desembocadura se encuentran bosques de manglar (Inegi, 2017).

La parte media de la cuenca (Ba, Bb y Bc) se ubica en parte de las provincias Sierras de Jalisco, Sierras de la Costa de Jalisco y Colima. Presenta variadas topoformas (mesetas, llanuras, lomerío y sierra) debido a que ahí también confluyen las provincias Mesetas y Cañadas del Sur y Sierras Neovolcánicas (Valdivia-Ornelas y Castillo-Aja, 2001). Al igual que la parte baja de la cuenca, se mantiene un clima cálido subhúmedo en donde predominan los bosques tropicales, y en las zonas de mayor elevación se presenta un clima templado subhúmedo con presencia de bosques templados (Inegi, 1991, 2017).

En la parte alta de la cuenca (Aa y Ab) se localizan llanuras y lomeríos con predominio de uso de suelo agrícola, que son bordeadas en la sección sur por el sistema montañoso de la provincia Sierras de Jalisco (Valdivia-Ornelas y Castillo-Aja, 2001). Esta zona se caracteriza por presentar un clima templado subhúmedo y los tipos de vegetación principales son las asociaciones de pino-encino (Inegi, 1991, 2017).

La cuenca del río Ameca cuenta con distintas áreas bajo algún esquema o propuesta de conservación, en las que se incluyen 7 áreas naturales protegidas (4 federales, 2 estatales y 1 municipal) y 3 sitios de cero extinciones de peces dulceacuícolas (Ceballos et al., 2009). El 51.4% de su superficie se ha clasificado dentro de 315 sitios prioritarios acuáticos epicontinentales para la conservación de la biodiversidad, de los cuales 186 son de extrema y alta prioridad ocupando 28.6% de la cuenca (Conabio-Conanp, 2010) (fig. 1).

El listado taxonómico de la ictiofauna dulceacuícola de la cuenca del río Ameca se conformó integrando registros de 3 fuentes: bases de datos, literatura científica y datos de campo. Respecto a la primera, se utilizó la plataforma Enciclovida (Conabio, 2019a) para recuperar listados taxonómicos de peces de cada uno de los 38 municipios que integran la cuenca del río Ameca. A partir de este se descargaron los registros geográficos disponibles para cada especie, considerándose únicamente aquellos del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) y las observaciones con grado de investigación de la plataforma de ciencia ciudadana Naturalista (Conabio, 2019b). Estos criterios se determinaron debido a que el SNIB se integra por datos de museos, colecciones, proyectos de la Conabio y GBIF; mientras que los registros con grado de investigación en la plataforma Naturalista presentan un censo de identificación entre usuarios y curadores.

Los registros de literatura se integraron mediante la consulta de los trabajos de Lyons y Mercado-Silva (1999), Castro-Aguirre et al. (1999), López-López y Paulo-Maya (2001), Guzmán y Lyons (2003), Miller et al. (2005), Pedraza-Marrón (2011), Beltrán-López et al. (2017, 2018), García-Andrade (2017) y Mar-Silva et al. (2019).

Los datos de campo se obtuvieron mediante muestreos en 26 localidades en ambientes lóticos y 3 de ambientes lénticos de la subcuenca del río Mascota, durante la temporada seca (mayo 2018), ubicadas entre los 0 y 1,954 m snm. La recolecta se realizó siguiendo las recomendaciones de Lyons et al. (1995), Mercado-Silva et al. (2002), Ramírez-Herrejón et al. (2012) y Moncayo-Estrada et al. (2015). Los muestreos fueron diurnos, con una duración de 30 minutos y realizados en todos los hábitats disponibles para los peces. Los organismos se recolectaron mediante electropesca, utilizando el equipo SAMUS 725MP y siguiendo las recomendaciones de voltaje y pulso de Mercado-Silva y Escandón-Sandoval, (2008) y recorriendo una distancia aproximada de 100 m. El muestreo se complementó con atarraya. Las especies se identificaron con las guías especializadas de Miller et al. (2009) y de Warren (2009) y fueron corroboradas por especialistas de la Colección de Peces de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (CPUM, Semarnat MICH.PEC-227-07-09). En esta misma colección se depositaron ejemplares de referencia que están en proceso de etiquetado y serán registrados con los números de catálogo: CPUM-14829 al 14834. Este muestreo se complementó con análisis de las capturas de pescadores ribereños en la desembocadura del río Ameca durante febrero de 2018. La identificación de especies se realizó con apoyo de los trabajos de Allen y Robertson (1994), Fischer et al. (1995) y Castro-Aguirre et al. (1999). De este grupo, solo se incluyeron las especies presentes en el

medio acuático continental clasificadas como eurihalinas, vicarias y estuarinas de acuerdo con los criterios de Castro-Aguirre et al. (1999) y Espinosa-Pérez et al. (2002).

El estatus taxonómico de las especies se verificó de acuerdo con Fricke et al. (2019). El arreglo sistemático hasta nivel de familia se basó en el trabajo de Nelson et al. (2016). Se presenta la categoría de riesgo según la NOM-059-SEMARNAT (DOF, 2019) y la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2020). Se ofrece información sobre las características ecológicas de las especies, que incluyen: tipo de alimentación, posición en la columna de agua, modo de reproducción y tolerancia a la degradación ambiental. También se presenta información sobre el aprovechamiento que se les da a las especies de peces registradas.

Para determinar la diversidad taxonómica del ensamblaje de peces, se utilizaron los índices de distintividad taxonómica promedio (AvTD) y la variación de la distintividad taxonómica promedio (VarTD) (Clarke y Warwick, 1999). Los análisis se realizaron con base en una matriz de agregación con 4 niveles taxonómicos (orden, familia, género y especie), la cual se relacionó con datos de presencia y ausencia de las especies de peces de las 7 subcuencas estudiadas. Los niveles taxonómicos de la matriz de agregación fueron ponderados de acuerdo a los criterios establecidos por Clarke y Gorley (2006). Para los 2 índices, se calcularon los valores promedio e intervalos de confianza de inferior y superior a 95% de certeza, esto con base en 1,000 iteraciones aleatorias. Los análisis de diversidad taxonómica se llevaron a cabo en el programa PRIMER V7 ® (Clarke y Gorley, 2015).

La diversidad beta de especies se midió como la disimilitud (1-βJ) basada en el índice de similitud de Jaccard (βJ). Esta medida evalúa las diferencias en la composición de especies entre 2 comunidades con relación a las especies compartidas (García-de Jesús et al., 2016). Este análisis se realizó con la matriz de presencia y ausencia de las especies de peces de las subcuencas del río Ameca. Para determinar la diversidad beta taxonómica se utilizó el estadístico M ("optimal taxonomic mapping") (Clarke y Warwick, 1998), que mide grado de disimilitud en la clasificación taxonómica de 2 comunidades incluyendo a los taxones supraespecíficos. Para este análisis se utilizó la matriz de presencia y ausencia de peces en las distintas subcuencas, y la matriz de agregación antes mencionada que consta de 4 niveles taxonómicos (orden, familia, género y especie) ponderados de acuerdo a los criterios de (Clarke y Gorley, 2006). Para representar la diversidad beta de especies y taxonómica se realizaron análisis clúster, los cuales se construyeron con el método de agrupamiento de pares con la media aritmética no ponderada (UPGMA). Las agrupaciones se describen utilizando niveles de corte a

80% para la composición de especies y 30% de disimilitud taxonómica. Para identificar las agrupaciones significativas entre las comunidades de peces de las distintas subcuencas se realizaron pruebas SIMPROF basadas en 1,000 permutaciones con un  $\alpha = 0.05$ . Los análisis se realizaron en el programa PRIMER V7 ® (Clarke y Gorley, 2015).

## Resultados

Se recuperaron 327 registros (33% Enciclovida, 41.3% literatura y 25.7% datos de campo) distribuidos en 118 localidades que permitieron determinar que la ictiofauna de la cuenca del río Ameca está representada por 74 especies pertenecientes a 49 géneros, 26 familias y 16 órdenes (tablas 1, 2; fig. 2). El 85% son nativas de México, entre las que se incluyen 8 especies endémicas de la cuenca (*Algansea amecae*, *Notropis amecae*, *Yuriria amatlana*, *Allodontichthys polylepis*, *Allotoca goslinei*, *Ameca splendens*, *Skiffia francesae* y *Zoogoneticus tequila*) y 6 especies translocadas de la familia Poeciliidae y una de la familia Goodeidae (*Chapalichthys encaustus*). El 15% restante corresponde a especies introducidas, entre las que destacan 3 tilapias del género *Oreochromis*, una carpa (*Cyprinus carpio*) y 4 especies de la familia Centrarchidae (*Lepomis macrochirus*, *L. cyanellus*, *L. gulosus* y *Micropterus salmoides*). La tercera parte de las especies ( $n = 25$ ) se encuentra en alguna categoría de riesgo, siendo las familias Goodeidae y Leuciscidae las más amenazadas (tabla 1).

El ensamblaje de peces del río Ameca presenta distintas características ecológicas, por ejemplo, se muestra que el tipo de alimentación de las especies varía en las distintas subcuencas. Particularmente en las partes bajas (Cc y Ca-Cb), las especies tienen tipos de alimentación variados, pero la mayoría son carnívoras. En las partes medias (Bc, Bb, Ba) y altas (Aa y Ab), se registran especies principalmente omnívoras y carnívoras, seguidas de especies herbívoras/omnívoras y herbívoras (fig. 3A). Respecto a la posición de los peces en la columna de agua, se observa que son especies principalmente pelágicas, bentónicas y superficiales. Solo en la parte baja de la cuenca (Cc y Ca-Cb) se presenta poca representatividad de especies pelágicas y se registran especies dermesales (fig. 3B). Referente al tipo de reproducción de los peces, en las subcuencas de las partes bajas (Cc y Ca-Cb) existe un alto predominio de las especies ovíparas, seguidas de vivíparas, y se registran además especies ovovivíparas. Por el contrario, en las partes medias (Bc, Bb y Ba) y altas (Aa y Ab), se presentan proporciones similares de especies vivíparas y ovíparas (fig. 3C). Con relación a la tolerancia de las especies a la degradación ambiental, se registra que en todas las subcuencas existe una gran

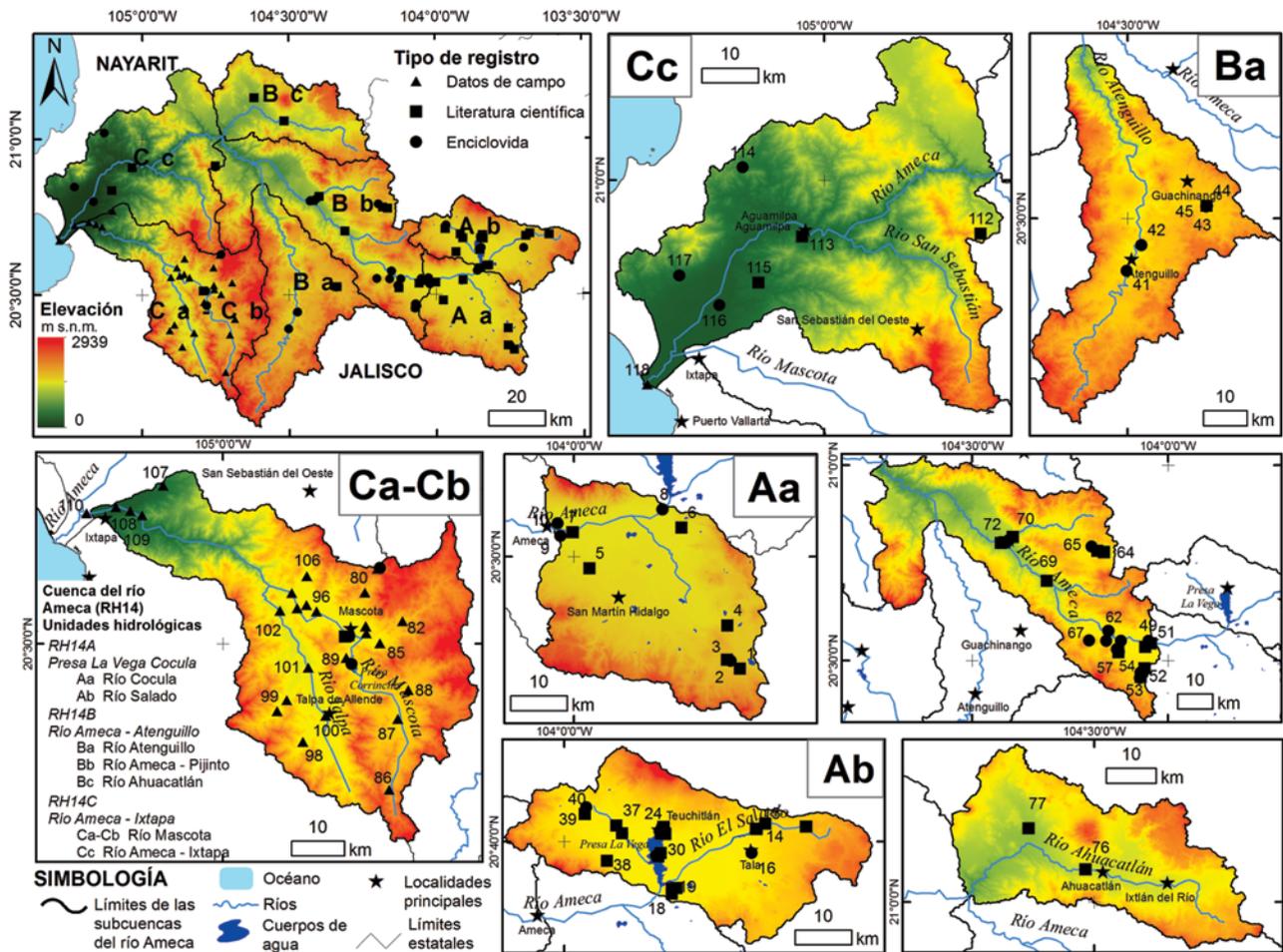


Figura 2. Localidades de la cuenca del río Ameca con registros de peces continentales. Ver tabla 2 para códigos y especies presentes en las localidades.

proporción de especies tolerantes, seguidas de especies sensibles y medio tolerantes (fig. 3D). Cabe destacar que para la subcuenca Cc, se desconoce el nivel de tolerancia de la mayor parte de las especies. La mayoría de los peces registraron 1 o más tipos de aprovechamiento (39 spp, 53%), principalmente con fines comerciales (31), de pesca deportiva (3) y acuícolas (6), este último realizado únicamente con especies introducidas. Seis especies de atractivo visual como *Ameca splendens* y pecílidos translocados, como *Xiphophorus hellerii*, son utilizadas para el acuarismo, mientras que los 3 centrárquidos introducidos del género *Lepomis* son destinados como peces forrajeros para pesca deportiva, principalmente de la lobina (*Micropterus salmoides*) (tabla 1).

#### Diversidad alfa

La riqueza de especies varía a lo largo de las subcuencas, siendo las subcuencas Ab y Cc las que tienen

la mayor riqueza con 32 y 28 especies respectivamente, estas se ubican en los extremos de la cuenca del Ameca, la primera se ubica en la parte alta y la segunda en la parte más baja. Las subcuencas de menor riqueza fueron Bc y Ba con 6 y 9 especies, estas se sitúan en la parte media de la cuenca del Ameca. El resto de las subcuencas presentan una riqueza entre 19 y 22 especies.

En la cuenca del río Ameca, se determinó que la AvTD presenta un patrón descendiente hacia las partes altas de la cuenca, donde las subcuencas de las partes bajas (Cc y Ca-Cb) presentan la mayor AvTD (95.45 y 91.93, respectivamente), seguidas de las cuencas de las partes medias (Bb = 73.51, Bc = 76 y Ba = 84.29) y altas (Aa = 76.10 y Ab = 76.85) (fig. 4A). Sin embargo, se destaca que la subcuenca Cc presenta una mayor AvTD a la esperada ( $p \leq 0.05$ ) para la cuenca del Ameca, ya que se ubica por encima de los intervalos de confianza. Por su parte, las cuencas Ab, Aa y Bb se ubican por debajo de

Tabla 1

Listado taxonómico de los peces continentales de las subcuencas del río Ameca. Para cada especie se presenta información sobre su categoría de riesgo (CR), el origen de la especie (Or), sus atributos ecológicos y su aprovechamiento (Ap).

Familia	Especies	#Sp	Subcuencas						CR <sup>a,b</sup>	Or <sup>c</sup>	Atributos ecológicos <sup>+</sup>				Ap <sup>h,*,+</sup>
			Aa	Ab	Ba	Bb	Bc	Ca-Cb			Cc	A <sup>d</sup>	T <sup>e</sup>	PC <sup>f</sup>	
Cupleiformes															
Cupleidae	<i>Lile gracilis</i>	1						X	LC	N, Es	ZP <sup>1</sup>	ND	P <sup>2</sup>	OV <sup>2</sup>	
	<i>Opisthonema libertate</i>	2						X	LC	N, Eu	F <sup>3</sup>	ND	P <sup>3</sup>	OV <sup>4</sup>	Pc <sup>5</sup>
Cypriniformes															
Xenocyprididae	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	3	X						-	I	H <sup>6</sup>	M <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	4	X	X	X		X	X	VU	I	O <sup>7</sup>	T <sup>7</sup>	B <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pi <sup>5</sup>
Leuciscidae	<i>Algansea amecae</i>	5				X			EN	E	ND	ND	P <sup>8</sup>	OV <sup>8</sup>	
	<i>Algansea tincella</i>	6	X	X					LC	N	O <sup>6</sup>	M <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc <sup>5</sup>
	<i>Notropis amecae</i>	7	X	X					E/EW	E	C <sup>7</sup>	S <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	
	<i>Notropis sallaei</i>	8	X						LC	N	O <sup>6</sup>	S <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	
	<i>Yuriria alta</i>	9	X	X	X		X		EN	N	O <sup>7</sup>	T <sup>7</sup>	P <sup>9</sup>	OV <sup>9</sup>	
Catostomidae	<i>Yuriria amatlana</i>	10				X			EN	E	ND	ND	P <sup>7</sup>	OV <sup>10</sup>	
	<i>Moxostoma austrinum</i>	11	X	X	X	X	X		DD	N	C <sup>7</sup>	S <sup>7</sup>	B <sup>9</sup>	OV <sup>9</sup>	Pc <sup>5</sup>
Siluriformes															
Ictaluridae	<i>Ictalurus dugesii</i>	12	X	X			X		A	N	C <sup>7</sup>	S <sup>7</sup>	B <sup>9</sup>	OV <sup>9</sup>	Pc <sup>5</sup>
Salmoniformes															
Salmonidae	<i>Salvelinus fontinalis</i>	13				X			-	I	C <sup>11</sup>	M <sup>7</sup>	P <sup>11</sup>	OV <sup>11</sup>	Pi <sup>11</sup>
Gobiiformes															
Eleotridae	<i>Dormitator latifrons</i>	14						X	LC	N, Es	C <sup>6</sup>	T <sup>7</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	
	<i>Eleotris picta</i>	15					X		LC	N, Es	C <sup>6</sup>	M <sup>7</sup>	B <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc*
	<i>Gobiomorus maculatus</i>	16					X	X	LC	N, Es	C <sup>6</sup>	M <sup>7</sup>	B <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc*
	<i>Gobiomorus polylepis</i>	17						X	DD	N, Es	C <sup>6</sup>	S <sup>7</sup>	B <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc*
Gobiidae	<i>Awaous transandeanus</i>	18					X	X	-	N, Es	C <sup>6</sup>	S <sup>6</sup>	B <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	
	<i>Sicydium multipunctatum</i>	19					X		LC	N, Es	H <sup>6</sup>	S <sup>6</sup>	B <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	
Mugiliformes															
Mugilidae	<i>Dajaus monticola</i>	20					X		LC	N, Ca	O <sup>6</sup>	S <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc*
	<i>Mugil cephalus</i>	21						X	LC	N, Eu	P <sup>12</sup>	ND	D/P <sup>12</sup>	OV <sup>12</sup>	Pc <sup>5</sup>
	<i>Mugil curema</i>	22						X	LC	N, Eu	D <sup>1</sup>	ND	D/P <sup>7</sup>	OV <sup>13</sup>	Pc <sup>5</sup>
Cichliformes															
Cichlidae	<i>Coptodon rendalli</i>	23					X		LC	I	O <sup>6</sup>	M <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc/Pi <sup>5</sup>
	<i>Mayaheros beani</i>	24					X		LC	N	C <sup>6</sup>	M <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc*

Tabla 1. Continúa

Familia	Especies	#Sp	Subcuencas						CR <sup>a,b</sup>	Or <sup>c</sup>	Atributos ecológicos <sup>+</sup>				Ap <sup>h,*,+</sup>
			Aa	Ab	Ba	Bb	Bc	Ca-Cb			Cc	A <sup>d</sup>	T <sup>e</sup>	PC <sup>f</sup>	
	<i>Oreochromis aureus</i>	25	X	X	X				LC	I	O <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc/Pi <sup>5</sup>
	<i>Oreochromis mossambicus</i>	26		X	X	X			VU	I	O <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc/Pi <sup>5</sup>
	<i>Oreochromis niloticus</i>	27						X	LC	I	O <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc/Pi <sup>5</sup>
Gobiesociformes															
Gobiesocidae	<i>Gobiesox fluviatilis</i>	28						X	A/VU	N, V	O <sup>7</sup>	S <sup>6</sup>	B <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	
Atheriniformes															
Atherinopsidae	<i>Chirostoma humboldtianum</i>	29		X					VU	N	C <sup>6</sup>	S <sup>7</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc <sup>5</sup>
	<i>Chirostoma jordani</i>	30	X	X					LC	N	C <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc <sup>5</sup>
Atherinidae	<i>Atherinella crystallina</i>	31						X	LC	N	ZP <sup>14</sup>	ND	BP <sup>14</sup>	OV <sup>14</sup>	
Beloniformes															
Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus rosae</i>	32						X	DD	N, Eu	C <sup>15</sup>	ND	P <sup>15</sup>	OV <sup>15</sup>	
Cyprinodontiformes															
Goodeidae	<i>Allodontichthys polylepis</i>	33	X		X	X			P/CR	E	C <sup>9</sup>	S <sup>6</sup>	B <sup>9</sup>	V <sup>9</sup>	
	<i>Allophorus robustus</i>	34	X	X					VU	N	C <sup>6</sup>	M <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Allotoca goslinei</i>	35	X	X		X			P/EW	E	C <sup>7</sup>	S <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Allotoca maculata</i>	36		X					CR	N	C <sup>7</sup>	M <sup>7</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	Ac <sup>5</sup>
	<i>Ameca splendens</i>	37	X	X					P/CR	E	O <sup>7</sup>	S <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	Ac <sup>5</sup>
	<i>Chapalichthys encaustus</i>	38		X					VU	T	H/O <sup>7</sup>	T <sup>7</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Goodea atripinnis</i>	39	X	X		X	X		LC	N	O <sup>7</sup>	T <sup>7</sup>	P <sup>9</sup>	V <sup>9</sup>	
	<i>Ilyodon furcidens</i>	40	X		X	X		X	A/LC	N	O <sup>9</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>9</sup>	V <sup>9</sup>	
	<i>Ilyodon whitei</i>	41			X				LC	N	O <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Skiffia francesae</i>	42		X					E/EW	E	O <sup>6</sup>	S <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Skiffia multipunctata</i>	43	X						A/EN	N	H/O <sup>7</sup>	S <sup>7</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Xenotoca eiseni</i>	44				X			Pr/EN	N	O <sup>7</sup>	M <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Xenotoca melanosoma</i>	45	X	X		X	X		P/EN	N	O <sup>9</sup>	S <sup>6</sup>	P <sup>9</sup>	V <sup>9</sup>	
	<i>Xenotoca variata</i>	46		X					LC	N	O <sup>7</sup>	T <sup>7</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Zoogoneticus quitzeensis</i>	47	X	X					A/EN	N	O <sup>6</sup>	M <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	Ac <sup>16</sup>
	<i>Zoogoneticus tequila</i>	48		X		X			P/EN	E	O <sup>6</sup>	S <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	

Tabla 1. Continúa

Familia	Especies	#Sp	Subcuencas						CR <sup>a,b</sup>	Or <sup>c</sup>	Atributos ecológicos <sup>+</sup>				Ap <sup>h,*,+</sup>
			Aa	Ab	Ba	Bb	Bc	Ca-Cb			Cc	A <sup>d</sup>	T <sup>e</sup>	PC <sup>f</sup>	
Poeciliidae	<i>Poecilia butleri</i>	49		X	X		X	X	Pr/LC	N	H <sup>9</sup>	T <sup>7</sup>	S <sup>9</sup>	V <sup>9</sup>	
	<i>Poecilia chica</i>	50		X	X				DD	N	H <sup>9</sup>	T <sup>6</sup>	S <sup>9</sup>	V <sup>9</sup>	
	<i>Poecilia latipunctata</i>	51		X					P/DD	T	H <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Poecilia mexicana</i>	52				X			LC	T	H <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Poecilia sphenops</i>	53		X	X			X	LC	T	H <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	
	<i>Poeciliopsis infans</i>	54	X	X	X	X	X	X	LC	N	H/O <sup>7</sup>	T <sup>7</sup>	S <sup>9</sup>	V <sup>9</sup>	
	<i>Poeciliopsis prolifica</i>	55						X	LC	N	D/C	T <sup>17</sup>	BP <sup>18</sup>	V <sup>17</sup>	
	<i>Poeciliopsis viriosa</i>	56	X	X		X	X	X	LC	N	H/O <sup>7</sup>	M <sup>7</sup>	P <sup>17</sup>	V <sup>17</sup>	
	<i>Xiphophorus clemenciae</i>	57		X	X				A/DD	T	C <sup>19</sup>	T <sup>19</sup>	BP <sup>19</sup>	V <sup>19</sup>	Ac <sup>19</sup>
	<i>Xiphophorus hellerii</i>	58	X	X		X			LC	T	C <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	V <sup>6</sup>	Ac <sup>20</sup>
<i>Xiphophorus maculatus</i>	59	X	X					DD	T	C <sup>21</sup>	T <sup>21</sup>	BP <sup>21</sup>	V <sup>21</sup>	Ac <sup>21</sup>	
Carangiformes															
Carangidae	<i>Caranx caninus</i>	60						X	LC	N, Eu	C <sup>22</sup>	ND	P <sup>22</sup>	OV <sup>22</sup>	Pc/Pd <sup>22</sup>
	<i>Oligoplites saurus</i>	61						X	LC	N, Eu	C <sup>12</sup>	ND	P <sup>12</sup>	OV <sup>12</sup>	Pc <sup>5</sup>
Pleuronectiformes															
Paralichthyidae	<i>Citharichthys gilberti</i>	62						X	LC	N, Eu	C <sup>12</sup>	ND	D <sup>12</sup>	OV <sup>12</sup>	Pc <sup>5</sup>
Achiridae	<i>Trinectes fonsecensis</i>	63						X	LC	N, Eu	C <sup>23</sup>	ND	D <sup>23</sup>	OV <sup>23</sup>	Pc <sup>23</sup>
Syngnathiformes															
Syngnathidae	<i>Pseudophallus starksi</i>	64						X	LC	N, Eu	C <sup>24</sup>	ND	B <sup>24</sup>	OVOV <sup>24</sup>	
Perciformes															
Centropomidae	<i>Centropomus medius</i>	65						X	LC	N, Eu	C <sup>25</sup>	ND	D <sup>25</sup>	OV <sup>25</sup>	Pc/Pd <sup>25</sup>
	<i>Centropomus nigrescens</i>	66						X	LC	N, Eu	C <sup>26</sup>	ND	D <sup>26</sup>	OV <sup>26</sup>	Pc <sup>26</sup>
Gerreidae	<i>Eucinostomus currani</i>	67						X	LC	N, Eu	O <sup>1</sup>	ND	D <sup>12</sup>	OV <sup>12</sup>	Pc <sup>5</sup>
Centrarchidae	<i>Lepomis cyanellus</i>	68					X		LC	I	C <sup>6</sup>	T <sup>6</sup>	B <sup>27</sup>	OV <sup>6</sup>	F*
	<i>Lepomis gulosus</i>	69					X		LC	I	C <sup>28</sup>	T <sup>28</sup>	P <sup>28</sup>	OV <sup>28</sup>	F*
	<i>Lepomis macrochirus</i>	70		X	X		X		LC	I	C <sup>6</sup>	M <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc <sup>5</sup> /F*
	<i>Micropterus salmoides</i>	71					X		LC	I	C <sup>6</sup>	M <sup>6</sup>	P <sup>6</sup>	OV <sup>6</sup>	Pc <sup>5</sup> /Pd*

Tabla 1. Continúa

Familia	Especies	#Sp	Subcuencas						CR <sup>a,b</sup>	Or <sup>c</sup>	Atributos ecológicos <sup>+</sup>				Ap <sup>h,*,+</sup>
			Aa	Ab	Ba	Bb	Bc	Ca-Cb			Cc	A <sup>d</sup>	T <sup>e</sup>	PC <sup>f</sup>	
Haemulidae	<i>Haemulopsis leuciscus</i>	72						X	LC	N, Eu	C <sup>29</sup>	ND	B <sup>29</sup>	OV <sup>29</sup>	Pc <sup>29</sup>
	<i>Rhonciscus bayanus</i>	73						X	-	N, Eu	C <sup>30</sup>	ND	BP <sup>30</sup>	OV <sup>30</sup>	Pc <sup>30</sup>
Tetraodontiformes															
Tetraodontidae	<i>Sphoeroides annulatus</i>	74						X	LC	N, Eu	C <sup>31</sup>	ND	B <sup>31</sup>	OV <sup>31</sup>	Pc <sup>31</sup>
Riqueza			21	32	9	22	6	19	28						

<sup>a</sup> NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF, 2019): Pr = sujeta a protección especial, A = amenazada, P = en peligro de extinción, E = probablemente extinta en el medio silvestre. <sup>b</sup> Lista Roja de la UICN (UICN, 2020): DD = datos insuficientes, LC = preocupación menor, NT = casi amenazada, VU = vulnerable, EN = en peligro de extinción, CR = en peligro crítico de extinción, EW = Extinta en el medio silvestre, EX = extinta. Las especies no listadas se indican con un guion (-). <sup>c</sup> N = Nativa de México, E = endémica de la cuenca del río Ameca, T = translocada, I = introducida, Eu = eurihalina, Es = estuarina, V = vicaria, Ca = catádruma. <sup>d</sup> Tipo de alimentación (A): H = herbívoro, C = carnívoro, O = omnívoro, D = detritívoro, P = planctívoro, F = forrajero, ZP = zooplanctívoro, ND = sin información. <sup>e</sup> Tolerancia a la degradación ambiental (T): S = sensible, M = medio tolerante, T = tolerante, ND = sin información. <sup>f</sup> Posición en la columna de agua (PC): B = bentónico, P = pelágico, BP = bentopelágico, S = superficial, D = demersal. <sup>g</sup> Tipo de reproducción (R) (OV = ovíparos, V = vivíparos, OVOV = ovovivíparo. <sup>h</sup> Ac = acuarismo, Pc = pesca comercial, Pi = piscicultura, Pd = pesca deportiva, F = forrajero. \*Visto en campo. <sup>+</sup>Las fuentes consultadas se encuentran representadas por los números en superíndices. Remítase a la tabla S1 del material suplementario para consultar el listado completo de referencias.

los intervalos de confianza a 95%, por lo que presentan una AvTD menor a la esperada para la cuenca (fig. 4A). Respecto a la VarTD, se observó que las subcuencas de la parte baja (Ca-Cb y Cc) presentaron los valores más bajos respecto al promedio (485.75 y 270.83, respectivamente), donde Cc se ubicó fuera de los intervalos de confianza. Las subcuencas de las partes medias y altas (Bb, Aa y Ab) tuvieron los valores más altos (905.89, 899.04, y 873.98), pero se ubicaron fuera de los intervalos de confianza (fig.4B).

#### Diversidad beta

La composición de peces de las subcuencas Ab, Aa, Bb, Ba y Bc, ubicadas en las partes altas y medias presentaron un nivel de disimilitud de 78%, sin embargo, la composición de especies en estas subcuencas no forma grupos estadísticamente significativos ( $p > 0.05$ , SIMPROF). Por su parte, las subcuencas de las partes bajas Ca-Cb y Cc se presentan como 2 entidades separadas por su distinta composición de especies ( $p < 0.05$ , SIMPROF), presentando porcentajes de disimilitud de 83% y 92% (fig. 4C).

El arreglo taxonómico de la composición de peces entre las subcuencas del río Ameca no presentó grupos de subcuencas estadísticamente significativos ( $p > 0.05$ , SIMPROF). Así mismo, se mostró que las subcuencas de la parte alta y media (Ab, Aa, Bb, Bc y Ba) presentan una

baja disimilitud taxonómica siendo de 19%. Por su parte, las subcuencas de las partes bajas Ca-Cb y Cc sí mostraron un arreglo taxonómico diferenciado ( $p < 0.05$ , SIMPROF), con un porcentaje de disimilitud taxonómica de 37% y 56%, respectivamente (fig. 4D).

#### Discusión

Este trabajo constituye el listado taxonómico actualizado del ensamblaje de la ictiofauna continental de la cuenca del río Ameca. El método empleado permitió documentar 24 especies más (48%) en comparación con lo reportado por Guzmán y Lyons (2003). Ésto confirma la importancia de la generación y disponibilidad de los datos biológicos primarios a través de plataformas que desarrollan la informática de la biodiversidad (Jiménez et al., 2016; Soberón y Peterson, 2004). En este nuevo listado se incluyen 2 especies endémicas que fueron descritas en la última década: *Yuriria amatlana* (Domínguez-Domínguez et al., 2007) y *Algansea amecae* (Pérez-Rodríguez et al., 2009). Por otra parte, se excluye al matalote de Mascota *Moxostoma (Scartomyzon) mascotae*, considerada como endémica por Lyons y Mercado-Silva (1999). Esta decisión se basó en estudios genéticos que la determinan como sinónimo de *M. austrinum* (Clements et al., 2012) y los estudios biogeográficos de la cuenca del Ameca presentados por Pérez-Rodríguez et al. (2016). Se incluye

Tabla 2

Localidades de la cuenca del río Ameca y especies presentes. Remítase a la tabla 1 para ver el número de especie. Fuente (F): C = datos de campo de este estudio, E = Enciclovida Conabio (2019a), literatura científica (L): L1 = López-López y Paulo-Maya (2001), L2 = García-Andrade (2017), L3 = Lyons y Mercado-Silva (1999), L4 = Beltrán-López et al. (2017), L5 = Beltrán-López et al. (2018), L6 = Mar-Silva et al. (2019), L7 = Guzmán y Lyons (2003).

Subcuenca	#	Localidad	Especies	Latitud	Longitud	F
Aa	1	Presa Tecuán	54	20.3205	-103.7349	L5
	2	Buenvista	8, 34, 43, 54	20.3333	-103.7500	E
	3	Presa Buenvista	54	20.3350	-103.7556	L5
	4	Molino viejo cerca de la Cofradía	54	20.3899	-103.7550	L5
	5	5 mi W of Ameca	54	20.4815	-103.9751	L5
	6	ditch 8 mi by hwy 70 east of Ameca	54	20.5464	-103.8281	L5
	7	Río Ameca	6, 7, 9, 11, 12, 30, 33, 35, 37, 39, 40, 45, 47, 54, 56, 59	20.5389	-104.0016	L1
	8	Río Ameca, La Vega	6, 7, 9, 11, 25, 54, 58, 59	20.5758	-103.8583	E
	9	Puente Grande	11, 58	20.5331	-104.0211	E
	10	Carretera Ameca, Ahualulco	58, 59	20.5531	-104.0258	E
Ab	11	Río Salado	11	20.6906	-103.6143	L1
	12	Río Salado	25, 39, 45, 49, 54	20.6906	-103.6143	L3
	13	Balneario Chorros de Tala	54	20.6955	-103.6794	L5
	14	Río Salado	45, 54	20.6868	-103.6930	E, L5
	15	25 mi E of Ameca	54	20.6874	-103.6937	L5
	16	Tala	4	20.6483	-103.7011	E
	17	Pacana	35, 45	20.5925	-103.8209	L1
	18	ditch between Ameca y Hwy 15	54	20.5916	-103.8281	L5
	19	La Vega	54	20.5833	-103.8281	L5
	20	1 mi ESE of Teuchitlan	54	20.6788	-103.8387	L5
	21	Manantiales Teuchitlán	7, 12, 37, 39, 49, 54	20.6800	-103.8400	L2
	22	Balneario El Rincón	25, 37, 39, 47, 53, 54	20.6902	-103.8414	L1
	23	Balneario El Rincón	26, 37, 50, 51, 53, 54, 58	20.6880	-103.8418	E, L5
	24	Río Teuchitlán	37, 42, 45, 54, 70	20.6895	-103.8420	E
	25	Río Teuchitlán	7, 38	20.6852	-103.8431	E, L6
	26	Teuchitlán, al Este	26, 53, 54	20.6816	-103.8435	E
	27	Río Teuchitlan, E edge of Teuchitlan	54	20.6822	-103.8434	L5
	28	Veneros Teuchitlán	4, 6, 7, 9, 12, 25, 30, 34, 36, 37, 39, 42, 45, 47-49, 53, 54, 56, 57, 59, 70	20.6796	-103.8454	L1
	29	Río Teuchitlán	37	20.6807	-103.8454	E
	30	Presa de la Vega	6, 29, 30, 38, 39, 46, 70	20.6486	-103.8461	E, L6
	31	Río Teuchitlán	42	20.6486	-103.8461	E
	32	Teuchitlán	3	20.6833	-103.8478	E

Tabla 2. Continúa

Subcuenca	#	Localidad	Especies	Latitud	Longitud	F
	33	Presa La Vega	4, 6, 7, 9, 11, 25, 39, 45, 54	20.6427	-103.8502	L1
	34	Río Teuchitlán, Teuchitlán	54	20.6447	-103.8528	E
	35	Río Teuchitlán	37	20.6447	-103.8528	E
	36	Puente Chapulimita, carretera Carmen Teuchitlán	7, 54	20.6800	-103.9080	E, L5
	37	5 km W of Teuchitlan	54	20.6927	-103.9167	L5
	38	Presa San Ignacio	54	20.6357	-103.9317	L5
	39	Ahualulco de Mercado	45	20.7216	-103.9650	E
	40	Ahualulco	39, 45, 54	20.7106	-103.9671	L1
Ba	41	Río Atenguillo	11	20.3908	-104.5019	E
	42	Río de la Pola	11, 41	20.4444	-104.4719	E
	43	Río de la Pola	4, 11, 33, 40	20.5256	-104.3367	E
	44	Puente Estanzuela	4, 26, 40, 54	20.5256	-104.3370	E, L5
	45	Río de la Pola	11	20.5242	-104.3378	E
Bb	46	Río Ameca	44, 54, 58	20.5441	-104.0439	E
	47	Río Ameca at Ameca	54	20.5436	-104.0440	L5
	48	Río Ameca	26, 50, 53	20.5441	-104.0439	E
	49	Cortina Presa San Ignacio	52, 58	20.5478	-104.0472	E
	50	Río Ameca	48	20.5500	-104.0500	E
	51	Trib to Ameca W of Ameca	54	20.5351	-104.0579	L5
	52	Barranca en Poblado la Coronilla	58, 70	20.4692	-104.0697	E
	53	Texcalme	54	20.4553	-104.0719	E
	54	Texcalme	54	20.4581	-104.0704	L5
	55	Arroyo en Barranca La Coronilla	5	20.4690	-104.0700	E
	56	Puente El Grande	11, 58	20.5220	-104.1262	E
	57	Potrero Grande	40	20.5208	-104.1267	L4
	58	Arroyo W Ameca	54	20.5500	-104.1203	E
	59	Puente La Muerta	40	20.5290	-104.1300	E
	60	Puente La Muerta	45	20.5286	-104.1300	E
	61	Rancho Los Murillos	11, 33, 35, 40, 49, 54, 58	20.5756	-104.1519	E
	62	13 km al W de Ameca	11	20.5500	-104.1580	E
	63	between Etzatlan and San Marcos	54	20.7776	-104.1640	L5
	64	Granja Sanhuarripa	54	20.7770	-104.1636	L5
	65	Arroyo San Andres	54	20.7808	-104.1810	L5
	66	San Marcos	13	20.7914	-104.1956	E
	67	10 millas W de Ameca	11	20.5511	-104.2017	E
	68	Arroyo en Barranca la Coronilla, Jal	5, 39, 45, 49	20.4800	-104.0600	L2

Tabla 2. Continúa

Subcuenca	#	Localidad	Especies	Latitud	Longitud	F
	69	Río Ameca en San Blasito	54	20.7038	-104.3096	L5
	70	Río Amatlán	11, 44, 53, 57	20.8166	-104.3968	L1
	71	Amatlán de Cañas	4	20.8078	-104.4067	E
	72	Río Chiquito de Amatlán de Cañas	54	20.8026	-104.4177	L5
	73	Río Chiquito	53, 54	20.8000	-104.4200	L1
	74	Río Chiquito	10	20.8010	-104.4270	E
	75	Río Chiquito	10, 11, 39, 45, 54, 56	20.8000	-104.4200	L2
Bc	76	Ahuacatlán	9, 45, 54	21.0586	-104.5153	L1
	77	Tetitlán	10, 39, 56	21.1335	-104.6185	L2
Ca-Cb	78	Laguna de Juanacatlán	71	20.6281	-104.7362	C
	79	Laguna de Juanacatlán	4	20.6292	-104.7320	E
	80	Galope	27, 40	20.5876	-104.7580	C
	81	El Colomo	4, 11, 12	20.5177	-104.7552	C
	82	Santa Rosa	40	20.5386	-104.6939	C
	83	Laguna de Yerbabuena	27	20.5300	-104.4264	C
	84	Laguna de YerbabuenaA	27, 40	20.5939	-104.7562	C
	85	Agostadero	11, 40	20.4212	-104.6841	C
	86	Las Pilitas	11, 40	20.2509	-104.7164	C
	87	Mirandillas	11, 27, 40, 68, 71	20.3714	-104.7017	C
	88	Malpaso	11, 40	20.5009	-104.7324	C
	89	Presa Corrinchis	4, 23, 27, 68-70	20.4758	-104.7896	C
	90	Río Mascota	11, 12, 40	20.5124	-104.7912	L1
	91	Río Mascota	4, 11, 27, 54, 68	20.5128	-104.7843	C
	92	Río Mascota	11, 25	20.5126	-104.7849	E
	93	Río Mascota	4	20.5126	-104.7848	E
	94	Río Mascota	11	20.5125	-104.7849	E
	95	Mascota	71	20.4656	-104.7806	E
	96	La Plata	4, 27, 71	20.5549	-104.8399	C
	97	Vado desviación Cabos	68	20.4041	-104.8907	C
	98	El Capulín	11, 40, 68	20.3327	-104.8634	C
	99	El Rubí	11, 40	20.3848	-104.9070	C
	100	Puente Talpa	11, 27, 40, 68	20.3770	-104.8242	C
	101	Charco de Bagres	12	20.4595	-104.8540	C
	102	El Mosco	19, 27, 68	20.5563	-104.9021	C
	103	Embocadero	11, 12, 19, 27, 71	20.5604	-104.8728	C
	104	Potrerrillos	4, 27	20.5658	-104.8573	C
	105	El Coamil	71	20.5870	-104.8823	C
	106	El Atajo	11, 27	20.6155	-104.8566	C
	107	Veladero	18, 24, 27, 49, 56	20.7698	-105.1011	C

Tabla 2. Continúa

Subcuenca	#	Localidad	Especies	Latitud	Longitud	F
	108	Desembocada	15, 20	20.7265	-105.1572	C
	109	Restaurante Desembocada	15, 18, 19	20.7188	-105.1369	C
	110	Criba	27, 49	20.7225	-105.2312	C
	111	Paso del Guayabo	15, 16, 27, 49	20.7330	-105.1816	C
Cc	112	Río Las Rosas	40	20.9142	-104.7505	L4
	113	Aguamilpa	56	20.9093	-105.0347	L1
	114	La Cucaracha	49, 55	21.0200	-105.1300	E
	115	Las Palmas de Arriba	49, 56	20.8356	-105.1045	L1
	116	Suroeste de Las Palmas	56	20.8000	-105.1667	E
	117	San Juan de Abajo	16, 18, 31, 55, 53,	20.8469	-105.2308	E
	118	Boca de Tomates	21, 22, 60, 61, 65, 67, 72, 74	20.6728	-105.2801	C
			1, 2, 4, 14, 17, 28, 32, 62, 63, 64, 66, 73			L7

además el registro de la translocación de *Chapalichthys encaustus* en la cuenca alta del río Ameca reportado por Mar-Silva et al. (2019), el cual constituye uno de los primeros casos documentados en México de la introducción de peces goodeidos fuera de su rango de distribución.

Dentro de los datos de campo, destaca el registro de los poecílicos *Poeciliopsis viriosa* y *P. infans* en la subcuenca del río Mascota (Ca-Cb). El primero se consideraba extirpado de la cuenca del Ameca (López-López y Paulo-Maya, 2001) y recientemente ha sido señalado como especie de interés para la conservación (Díaz-Pardo et al., 2016). Mientras que el segundo, representa una ampliación en su rango de distribución. Miller et al. (2009) lo describieron como restringido a la parte alta. Posteriormente, Beltrán-López et al. (2018) presentan registros que amplían su distribución hasta la sección media de la cuenca del río Ameca. Sin embargo, estos hallazgos deben ser tomados con cautela dado que la incertidumbre del estatus taxonómico de *Poeciliopsis*, particularmente al norte del área de estudio, no ha sido completamente resuelta (Mateos et al., 2002, 2019; Miller et al., 2005). Las recolectas también permitieron documentar la presencia de 3 especies introducidas no reportadas previamente: *Coptodon rendalli*, *Lepomis gulosus* y *L. cyanellus*. Por lo que se sugiere la implementación de un análisis de riesgo que permita identificar la situación de su invasión para la planeación y ejecución de las medidas de control o erradicación pertinentes (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010).

La región del Ameca, en conjunto con el lago de Chapala, ha sido reconocida como el principal hotspot de riqueza y endemismo de peces dulceacuícolas de México (Contreras-MacBeath et al., 2014). En este trabajo

se observó que la riqueza de especies y la diversidad taxonómica de los peces dulceacuícolas tienen patrones distintos. La diferencia en estos patrones puede estar relacionada a que la riqueza de especies puede estar más asociada a las condiciones físicas y ambientales de las subcuencas; mientras que la diversidad taxonómica puede ser resultado de procesos biogeográficos y de formación de la cuenca. Estas discrepancias en ambas facetas de la biodiversidad ya han sido reportadas para los ensamblajes de peces dulceacuícolas (Bhat y Magurran, 2006). Particularmente, se observó que la riqueza de especies mostró un patrón bimodal localizado en ambos extremos de la cuenca, siendo mayor en la sección alta (Ab) en donde se localizaron 5 de los 8 endemismos reportados para la cuenca. Este tipo de distribución difiere de la mayoría de los patrones generales descritos entre altitud y riqueza de especies de peces en sistemas montañosos (De La Barra et al., 2016; Roper y Scarnecchia, 2001), sin embargo, coincide con el patrón reportado por Carvajal-Quintero et al. (2015). La alta riqueza de especies en las subcuencas altas puede asociarse a procesos de especiación y altos niveles de endemismos (Lomolino, 2001). Sobre esto, se ha establecido que la cuenca del río Ameca presentó procesos de evolución divergente originados a partir de su formación y aislamiento (Domínguez-Domínguez et al., 2006). Producto de lo anterior, las subcuencas altas comparten especies hermanas con el bajo Lerma, lo que aumenta su riqueza de especies (Minckley et al., 2009). A diferencia de las subcuencas altas, la riqueza de especies de las subcuencas bajas puede estar relacionada con la disponibilidad de hábitats para peces, esto debido a su contacto con el ambiente marino. La relación entre la mayor diversidad de hábitats en elevaciones bajas y la

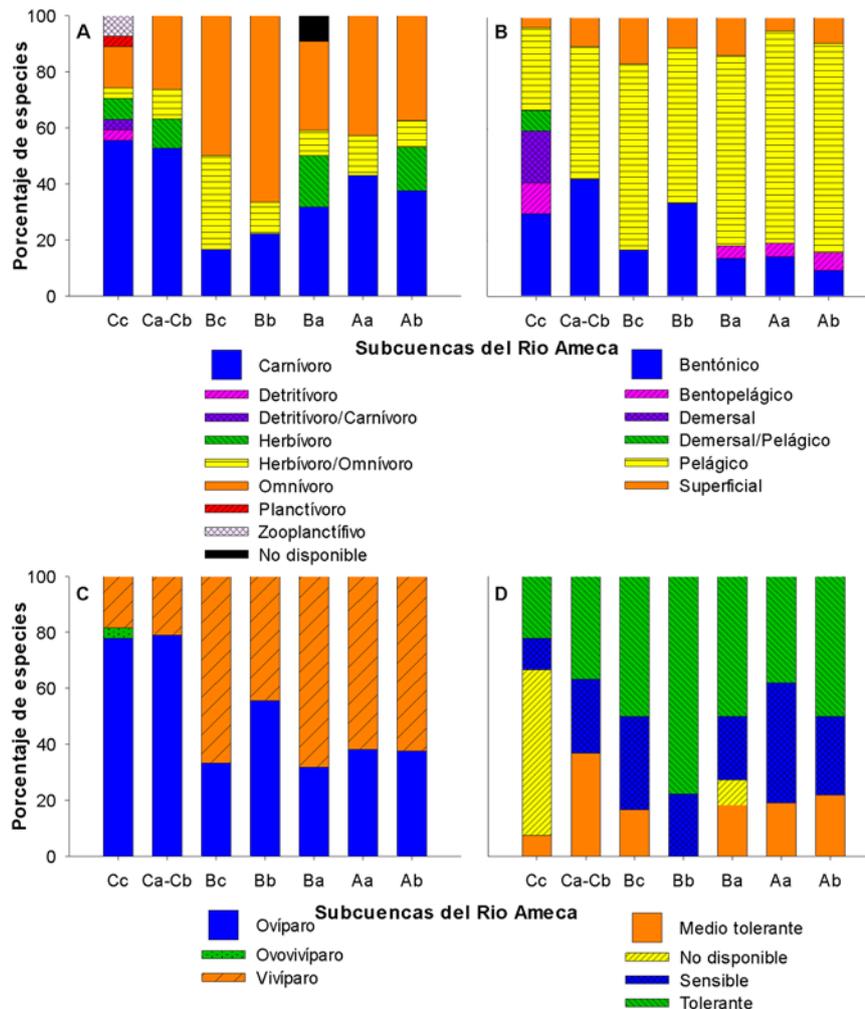


Figura 3. Porcentaje de peces presentes en las distintas subcuencas del río Ameca, clasificados por tipo de alimentación (A), posición en la columna de agua (B), tipo de reproducción (C) y tolerancia a la degradación ambiental (D).

riqueza de especies ya se ha observado anteriormente (Tejerina-Garro et al., 2005). Las variables climáticas también se han determinado como factores relacionados con la riqueza de peces, particularmente, se ha establecido que las temperaturas mayores propician una mayor riqueza de especies (De La Barra et al., 2016). Lo anterior es consistente con las condiciones de las subcuencas bajas, donde se presentan condiciones tropicales con climas cálidos.

Respecto a la diversidad taxonómica, se muestra un patrón descendente hacia las partes altas de la cuenca, esto se ajusta a los patrones de diversidad descritos para ensamblajes de peces (Bhat y Magurran, 2006). La elevada diversidad taxonómica en las partes bajas de la cuenca se debe a la transición entre el ambiente marino y continental, que resulta en la presencia de

especies con características ecológicas distintas (fig. 3). Resultados similares los reportan Carvajal-Quintero et al. (2015), quienes registran una mayor variedad de grupos funcionales de peces en sitios de elevaciones bajas, lo cual se asocia a una mayor variedad de hábitats, contrario a lo que ocurre en elevaciones superiores, donde hay poca variedad de grupos. Por otro lado, Bhat y Magurran (2006) reportan una mayor diversidad taxonómica de peces en altitudes bajas, debido a que las especies están menos relacionadas taxonómicamente. Ésto coincide con lo observado en las subcuencas bajas, las cuales presentan especies taxonómicamente distantes, como son el caso de las especies estuarinas y eurihalinas presentes en la desembocadura del río Ameca, entre las cuales destacan *Opisthonema libertate*, *Dormitator latifrons* y *Mugil cephalus*.

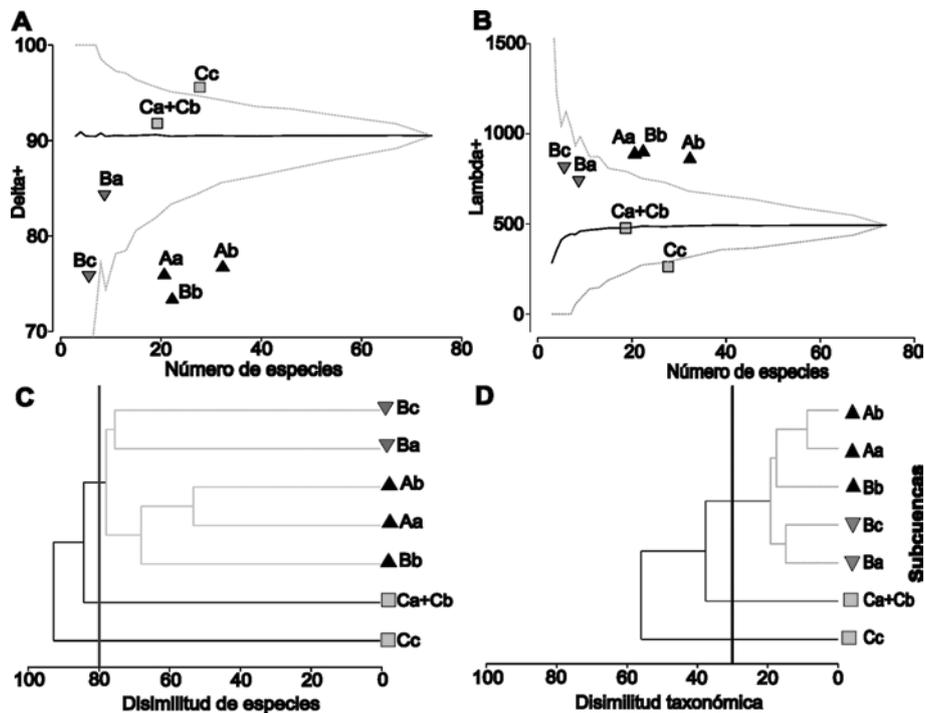


Figura 4. A, Análisis de distintividad taxonómica promedio de las subcuencas del Ameca. B, Análisis de la variación de la distintividad taxonómica promedio de las subcuencas del Ameca. La línea sólida representa el promedio de la distintividad taxonómica y su variación; las líneas punteadas representan los intervalos de confianza inferior y superior a un nivel de 95%. Los símbolos representan la ubicación de las subcuencas dentro del Ameca: ▲ parte alta, ▼ parte media y ■ parte baja. C, Análisis de disimilitud de especies de peces entre las subcuencas del Ameca. El nivel de corte en el clúster está a un nivel de similitud de 80%. Las líneas grises punteadas representan las subcuencas que no presentaron una formación de grupos estadísticamente significativos (SIMPROF,  $p > 0.05$ ). D, Análisis de disimilitud taxonómica de peces entre las subcuencas del Ameca. El nivel de corte en el clúster está a un nivel de similitud del 30%. Las líneas grises representan las subcuencas que no presentaron grupos significativos (SIMPROF,  $p > 0.05$ ).

Con respecto a la diversidad beta de especies, la disimilitud de especies de las subcuencas del río Ameca fue mayor entre las localizadas en la parte baja respecto a las partes media y alta, ésto se ha reportado anteriormente para ensamblajes de peces (Carvajal-Quintero et al., 2015). Tales disimilitudes entre las subcuencas puede explicarse con base en la distancia geográfica al océano y a las diferencias de altitud (Bhat, 2003; Carvajal-Quintero et al., 2015; Lyons y Mercado-Silva, 1999). Particularmente, la distancia geográfica al océano puede explicar la composición distinta de las subcuencas bajas, ya que al estar en contacto con ambiente marino permite que especies con características ecológicas afines a este ambiente, se presenten en estas partes de la cuenca. Caso contrario ocurre con las subcuencas medias y altas debido a su mayor distancia al océano, las especies tienen características ecológicas afines con ambientes de montaña. Por otro lado, se destaca que la cuenca del río Ameca presenta un rango altitudinal muy amplio, donde la subcuencas Cc y Ca-Cb presentan una elevación mínima de 0 y 10 m snm respectivamente, mientras que

las demás subcuencas presentan altitudes mínimas entre 358 y 1,256 m snm (tabla 3). Estos cambios de altitud traen consigo distintas condiciones ambientales y la composición de peces está condicionada por la capacidad de las especies a tolerar tales condiciones. Por ejemplo, las especies catádromas como *Dajaus monticola* solo se presentan en las partes bajas, con juveniles presentes en la parte baja de los ríos y adultos que pueden remontarse a zonas de corrientes fuertes en elevaciones máximas de 1,500 m snm (Miller et al., 2009). Por otro lado, especies como *Moxostoma austrinum* habitan partes medias y altas de la cuenca, en elevaciones mayores a 1,000 m snm, donde se presentan con aguas claras, templadas y bien oxigenadas (Huidobro-Campos, 2000). En este sentido, dichas especies contribuyen a las disimilitudes de las subcuencas bajas con respecto a las medias y altas. Así mismo, las disimilitudes en la composición de peces se ven reflejadas en la diferenciación de las características ecológicas de las especies (Huidobro-Campos, 2000). Por ejemplo, se muestra que las especies de las subcuencas bajas difieren al resto en sus modos de reproducción,

Tabla 3

Elevaciones mínimas y máximas (m snm) del cauce principal y ríos tributarios del río Ameca en las distintas subcuencas.

Subcuenca	Elevación		Registros	Localidades	Riqueza de especies	Endemismos	Diversidad taxonómica
	Mínima	Máxima					
Cc	0	376	32	7	28	0	95.45
Ca-Cb	10	2,383	85	34	19	0	91.93
Bb	358	1,237	57	30	22	5	73.51
Bc	368	1,729	6	2	6	0	76.00
Ba	533	2,059	12	5	9	1	84.29
Aa	1,237	1,851	37	10	21	4	76.10
Ab	1,256	1,866	102	30	32	5	76.85

hábitos alimenticios y su posición de la columna de agua (fig. 3). Tales características están asociadas a las distintas condiciones del hábitat como la cobertura del dosel dentro y fuera del cauce, el ancho y la profundidad de los mismos (Bhat, 2004), así como cambios en los regímenes hidrológicos y conectividad (Shukla y Bhat, 2018). Otros factores que pueden determinar la variación de los ensamblajes de peces de la región son la vegetación ribereña, profundidad y presencia de zonas de escondite o protección (p. ej. rocas, macrofitas, troncos, vegetación flotante) (Lyons y Mercado-Silva, 1999).

En relación con la diversidad beta taxonómica, se evidencia que la disimilitud taxonómica en las subcuencas cuando se consideran taxones supra-específicos es baja. Estas pocas diferencias taxonómicas indican que puede estar reflejando los procesos de formación y aislamiento de la cuenca y no tanto la variación en las características ambientales de las subcuencas (Domínguez-Domínguez et al., 2006). Sobre esto, se ha documentado que la composición taxonómica del río Ameca resultó del aislamiento de las especies de la cabecera, que se unieron a las especies en las cuencas occidentales endorreicas; mientras que, otras especies respondieron a este aislamiento geográfico diferenciándose en especies nuevas (Minckley et al., 2009). Como resultado de estos procesos biogeográficos, las subcuencas del río Ameca muestran una composición taxonómica conformada principalmente de especies de peces pertenecientes a los órdenes Cypriniformes y Cyprinodontiformes (48%) y a las familias Goodeidae, Poeciliidae y Leuciscidae (44%). Sin embargo, aun cuando la disimilitud taxonómica es baja, los ensamblajes de peces de las subcuencas bajas mantienen las diferencias con respecto subcuencas altas y medias. Lo anterior, se explica por la presencia de especies vicarias y eurihalinas en la desembocadura del río Ameca, las cuales son muy distantes taxonómicamente respecto a las especies de peces del resto de las zonas.

En general, este trabajo determina que las zonas de mayor diversidad de especies y taxonómica se encuentran en los extremos de la cuenca del río Ameca, es decir en las subcuencas altas y bajas. Lamentablemente, son zonas que no cuentan con ningún esquema de protección para la ictiofauna o sus hábitats, esto a pesar de ser sitios prioritarios acuáticos epicontinentales. Esta información es particularmente relevante debido a que, actualmente, la biodiversidad de los ecosistemas de agua dulce enfrenta una grave crisis mundial, donde un grupo severamente afectado son los peces (Albert et al., 2020; Lyons et al., 2019). Por tal motivo, científicos expertos han determinado que los esfuerzos de conservación se deben enfocar en incidir en políticas que promuevan el agua limpia, la restauración de los ecosistemas de agua dulce y la recuperación de sus servicios ecosistémicos (Albert et al., 2020).

Un aspecto importante que se debe señalar, es que aún existe un gran vacío de información sobre la diversidad de peces que se distribuyen en el río Ameca. Si bien en este estudio se utilizan distintas fuentes de información para determinar la diversidad de especies en la región, es evidente que en las subcuencas de altitud media, la ausencia de especies que se encuentran tanto en las partes bajas y altas, puede ser debido a la falta de muestreos. La baja representatividad en el número de especies en ciertas subcuencas sin duda puede influir en los resultados aquí presentados. Sin embargo, tomando en cuenta las implicaciones del submuestreo en la evaluación del ensamblaje de peces, en este estudio se consideró además de la riqueza de especies, la evaluación de la diversidad a través de índices reconocidos por ser independientes al número de especies y por estar menos influenciados por el tamaño de la muestra (Warwick y Clarke, 1995). Sin embargo, a pesar de las consideraciones en este estudio para reducir el efecto del submuestreo, es necesario que los futuros estudios sobre los peces del río Ameca amplíen los muestreos de campo para tener una mayor

representatividad de especies, particularmente en las subcuencas medias: Bc y Ba.

Además de extender los estudios que documenten la riqueza de peces a lo largo de la cuenca de río Ameca, se sugieren también estudios de la dinámica ecológica de estos ensamblajes, que profundicen en factores físicos y ambientales que expliquen su diversidad. Debido a la expansión urbana en las subcuencas bajas (Cc y Ca-Cb) y la actividad agrícola en las subcuencas altas (Aa y Ab), se sugieren estudios para evaluar la calidad de los hábitats de los peces y determinar el posible impacto que dichas presiones antrópicas puedan ejercer sobre estas especies. Así mismo, es importante realizar más trabajos taxonómicos sobre poecílidos para precisar la identificación de las especies y delimitar su distribución en la cuenca. Por otro lado, la presencia de especies introducidas a lo largo de la cuenca enfatiza la importancia de desarrollar investigaciones acerca del estado actual de dichas poblaciones y su impacto sobre las especies nativas.

#### Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por los proyectos 1842498/1842495, 1842517 de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, CUCOSTA-UdeG, y por el proyecto 249713 del programa de Fortalecimiento de la Investigación y el Posgrado de la Universidad de Guadalajara otorgado al Laboratorio de Ecología, Paisaje y Sociedad, CUCOSTA-UdeG. EGC agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca doctoral y de movilidad otorgadas (Núm. 291137, No. 291249), así como las facilidades otorgadas por la Colección de Peces y el Laboratorio de Biología Acuática de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Agradecemos, particularmente, a Fernando Martínez por su apoyo en la determinación taxonómica de los peces, así como en el etiquetado y depósito de los ejemplares dentro de la Colección de Peces. Extendemos también un agradecimiento al Laboratorio de Acuicultura Experimental y Calidad de Agua del CUCOSTA-UdeG, por el préstamo de la electropesca y otros equipos especializados para el muestreo de peces. Finalmente, damos las gracias a Alfredo Canales Villalvazo, Jorge Iván Téllez Amparán y Karla Valeria Olvera Urbán, por su apoyo en el trabajo de campo. Número de permiso de colecta SGPA/DGVS/004058 /18.

#### Referencias

Abell, R. (2002). Conservation Biology for the Biodiversity Crisis: a Freshwater Follow-up. *Conservation Biology*, 16, 1435–1437.

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Santos, N. C. L., Ortega, J. C. G. y Pelicice, F. M. (2016). Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research*, 173, 26–36. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.006>
- Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., Magurran, A. E., Oberdorff, T., Reis, R. E., Winemiller, K. O. y Ripple, W. J. (2020). Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*, 50, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8>
- Allen, G. R. y Robertson, D. R. (1994). *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. Honolulu, Hawaii: University of Hawaii Press.
- Baños-Francia, J. A. (2010). Proceso de expansión urbana en Puerto Vallarta. En M. Pérez y L. González (Eds.), *Arquitectura y urbanismo en Puerto Vallarta* (pp. 12–33). Instituto Tecnológico de Puerto Vallarta.
- Beltrán-López, R. G., Domínguez-Domínguez, O., Guerrero, J. A., Corona-Santiago, D. K., Mejía-Mojica, H. y Doadrio, I. (2017). Phylogeny and taxonomy of the genus *Ilyodon* Eigenmann, 1907 (Teleostei: Goodeidae), based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 55, 340–355. <https://doi.org/10.1111/jzs.12175>
- Beltrán-López, R. G., Domínguez-Domínguez, O., Pérez-Rodríguez, R., Piller, K. y Doadrio, I. (2018). Evolving in the highlands: the case of the Neotropical Lerma live-bearing *Poeciliopsis infans* (Woolman, 1894) (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) in Central Mexico. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 56. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1172-7>
- Bhat, A. (2003). Diversity and composition of freshwater fishes in river systems of Central Western Ghats, India. *Environmental Biology of Fishes*, 68, 25–38. <https://doi.org/10.1023/A:1026017119070>
- Bhat, A. (2004). Patterns in the distribution of freshwater fishes in rivers of Central Western Ghats, India and their associations with environmental gradients. *Hydrobiologia*, 529, 83–97. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-4949-1>
- Bhat, A. y Magurran, A. E. (2006). Taxonomic distinctness in a linear system: A test using a tropical freshwater fish assemblage. *Ecography*, 29, 104–110. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04418.x>
- Burkhead, N. M. (2012). Extinction rates in North American freshwater fishes, 1900–2010. *BioScience*, 62, 798–808. <https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.5>
- Carvajal-Quintero, J. D., Escobar, F., Alvarado, F., Villa-Navarro, F. A., Jaramillo-Villa, U. y Maldonado-Ocampo, J. A. (2015). Variation in freshwater fish assemblages along a regional elevation gradient in the northern Andes, Colombia. *Ecology and Evolution*, 5, 2608–2620. <https://doi.org/10.1002/ece3.1539>
- Castro-Aguirre, J. L., Pérez, H. E. y Schmitter-Soto, J. J. (1999). *Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México*. México D.F.: Colección Textos Politécnicos. Serie Biotecnologías, Área Biología. Limusa/Noriega.

- Ceballos, G., Díaz-Pardo, E., Espinosa-Pérez, H., Flores-Villela, O., García, A., Martínez, L. et al. (2009). Apéndice 14.6 Sitios cero extinciones de peces. Zonas críticas y de alto riesgo para la conservación de la biodiversidad de México. En R. Dirzo, R. González e I. J. March (Eds.), *Capital Natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (pp. 1–8). México D.F.: Conabio.
- Ceballos, G., Díaz-Pardo, E., Martínez-Estévez, L. y Espinosa-Pérez, H. (2017). *Los peces dulceacuícolas de México en peligro de extinción*. México D.F.: Fondo de Cultura Económica/ UNAM/ IE/ Conabio/ Conanp/ SECSA.
- Clarke, K. R. y Gorley, R. N. (2006). *PRIMER v6. User manual/ tutorial*. Plymouth, UK.
- Clarke, K. R. y Gorley, R. N. (2015). Getting started with PRIMER v7. En *PRIMER-E*. Plymouth, UK.
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35, 523–531. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x>
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. (1999). The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series*, 184, 21–29.
- Clements, M. D., Bart, Jr., H. L. y Hurley, D. L. (2012). A different perspective on the phylogenetic relationships of the Moxostomatini (Cypriniformes: Catostomidae) based on cytochrome-b and Growth Hormone intron sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63, 159–167. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.01.001>
- Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras. (2010). *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Comisión Nacional de Áreas Protegidas/ Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Conabio-Conanp (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Comisión Nacional de Áreas Protegidas). (2010). *Sitios prioritarios acuáticos epicontinentales para la conservación de la biodiversidad, escala: 1:1000000*. Comisión Nacional para el Conocimiento/ Uso de la Biodiversidad y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México D.F. Recuperado en febrero de 2019 de: [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadata/gis/spec1mgw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadata/xsl/fgdc\\_html.xsl\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadata/gis/spec1mgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadata/xsl/fgdc_html.xsl_indent=no)
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2019a). *Enciclovida*. Recuperado en febrero de 2019 de: <http://www.enciclovida.mx/>
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (2019b). *Naturalista*. Recuperado en febrero de 2019 de: <http://www.naturalista.mx>
- Conagua (Comisión Nacional del Agua). (2014). *Estadísticas del Agua en México. Edición 2014*. México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Contreras-Balderas, S., Almada-Villela, P., Lozano-Vilano, M. L. y García-Ramírez, M. (2002). Freshwater fish at risk or extinct in México. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12, 241–251. <https://doi.org/10.1023/A:1025053001155>
- Contreras-Balderas, S., Ruiz-Campos, G., Schmitter-Soto, J. J., Díaz-Pardo, E., Contreras-McBeath, T., Medina-Soto, M. et al. (2008). Freshwater fishes and water status in México: A country-wide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 11, 246–256. <https://doi.org/10.1080/14634980802319986>
- Contreras-MacBeath, T., Rodríguez, M., Sorani, V., Goldspink, C. y McGregor Reid, G. (2014). Richness and endemism of the freshwater fishes of Mexico. *Journal of Threatened Taxa*, 6, 5421–5433. <https://doi.org/10.11609/JoTT.o3633.5421-33>
- Cuevas, M. L., Garrido, A. Pérez-Damián, J. L. y Iura-González, D. (2010). Estado actual de la vegetación en las cuencas de México. En H. Cotler (Ed.), *Las cuencas hidrográficas de México. Diagnóstico y priorización* (pp. 50–58). México D.F.: Instituto Nacional de Ecología/ Semarnat/ Fundación Gonzalo Río Arronte I.A.P.
- De La Barra, E., Zubieta, J., Aguilera, G., Maldonado, M., Pouilly, M. y Oberdorff, T. (2016). ¿Qué factores determinan la distribución altitudinal de los peces de ríos tropicales andinos? *Revista de Biología Tropical*, 64, 173–192.
- Díaz-Pardo, E., Campos-Mendoza, A., Contreras-MacBeath, T., Mejía-Guerrero, O., Soto-Galera, E. y Ceballos, G. (2016). Situación actual y conservación. En G. Ceballos, E. Díaz-Pardo, L. Martínez-Estévez y H. Espinosa-Pérez (Eds.), *Los peces dulceacuícolas de México en peligro de extinción* (pp. 31–45). México D.F.: Fondo de Cultura Económica/ UNAM/ IE/ Conabio/ Conanp/ SECSA.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). (2018a). Acuerdo por el que se dan a conocer los resultados del estudio técnico de las aguas nacionales superficiales en las cuencas hidrológicas Salado, Cocula, Ahuacatlán, Atenguillo, Ameca Pijinto, Ameca Ixtapa A, Talpa, Mascota y Ameca Ixtapa B, de la Región Hidrológica número 14 Río Ameca. Diario Oficial de la Federación, 12 de febrero de 2018.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). (2018b). Decreto por el que se suprimen la zonas de veda vigentes en las cuencas hidrológicas Salado, Cocula, Ahuacatlán, Atenguillo, Ameca Pijinto, Ameca Ixtapa A, Talpa, Mascota y Ameca Ixtapa B de la Región Hidrológica número 14 Ameca y se establece zona de reserva parcial de aguas nacionales superficiales para los usos doméstico, público urbano, ambiental o para conservación ecológica en las cuencas hidrológicas que se señalan, las cuales forman parte de la Región Hidrológica antes referida. Diario Oficial de la Federación, 6 de junio de 2018.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). (2019). Modificación del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo, publicada el 30 de diciembre de 2010. Diario Oficial de la Federación, 14 de noviembre de 2019.
- Domínguez-Domínguez, O., Doadrio, I. y Pérez-Ponce de León, G. (2006). Historical biogeography of some river basins in

- Central Mexico Evidenced by their Goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks Parsimony Analysis. *Journal of Biogeography*, 33, 1437–1447. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01526.x>
- Domínguez-Domínguez, O, Pompa-Domínguez, A. y Doadrio, I. (2007). A new species of the genus *Yuriria* Jordan y Evermann, 1896 (Actinopterygii, Cyprinidae) from the Ameca basin of the central Mexican Plateau. *Graellsia*, 63, 259–271. <https://doi.org/10.3989/graellsia.2007.v63.i2.93>
- Domínguez-Domínguez, O, Zambrano, L., Escalera-Vázquez, L. H., Pérez-Rodríguez, R. y Pérez-Ponce de León, G. (2008). Cambio en la distribución de goodeidos (Osteichthyes: Cyprinodontiformes: Goodeidae) en cuencas hidrológicas del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79, 501–512. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2008.002.551>
- Dudgeon, D., Arthington, A., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C. et al. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81, 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Duncan, J. R. y Lockwood, J. L. (2001). Extinction in a field of bullets: a search for causes in the decline of the world's freshwater fishes. *Biological Conservation*, 102, 97–105. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00077-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00077-5)
- Espinosa-Pérez, H. (2014). Biodiversidad de peces en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85 (Suplem), 450–459. <https://doi.org/10.7550/rmb.32264>
- Espinosa-Pérez, H., Gaspar-Dillanes, M. T. y Fuentes-Mata, P. (1993). *Los peces dulceacuicolas mexicanos (Vol. 3)*. México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Espinosa-Pérez, H., Huidobro-Campos, L. y Fuentes-Mata, P. (2002). Peces continentales de la región de Chamela. En F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada (Eds.), *Historia natural de Chamela* (pp. 245–250). México D.F.: Instituto de Biología, UNAM.
- Fischer, W., Krupp, F., Schenider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E. y Niem, V. H. (1995). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen II. Vertebrados - Parte I*. Roma: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N. y Van der Laan, R. (2019). *Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references*. Versión electrónica, consultada el 6 de mayo de 2019, de: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- García-Andrade, A. B. (2017). *Patrones de riqueza, endemismo y diversidad beta para la conservación de las especies y linajes de peces del centro de México (Tesis de maestría)*. Facultad de Biología, Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán.
- García-de Jesús, S., Moreno, C. E., Morón, M. Á., Castellanos, I. y Pavón, N. P. (2016). Integrando la estructura taxonómica en el análisis de la diversidad alfa y beta de los escarabajos Melolonthidae en la Faja Volcánica Transmexicana. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 1033–1044. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.003>
- Garrido, A., Cuevas, M. L., Cotler, H., Iura-González, L. D. y Tharme, R. (2010). Estado de alteración ecohidrológica de los ríos de México. En H. Cotler (Ed.), *Las cuencas hidrográficas de México. Diagnóstico y priorización* (pp. 108–111). México D.F.: Instituto Nacional de Ecología/Semarnat/Fundación Gonzalo Río Arronte I.A.P.
- Guzmán, A. M. y Lyons, J. (2003). Los peces de las lagunas continentales del estado de Jalisco, México. Análisis preliminar. *e-Gnosis*, 1, 1–37.
- Helfman, G. S. (2007). *Fish conservation: a guide to understanding and restoring global aquatic biodiversity and fishery resources*. Washington D.C.: Island Press.
- Hockley, F. A., Wilson, C. A. M. E., Brew, A. y Cable, J. (2014). Fish responses to flow velocity and turbulence in relation to size, sex and parasite load. *Journal of The Royal Society Interface*, 11, 20130814. <https://doi.org/10.1098/rsif.2013.0814>
- Holmlund, C. M. y Hammer, M. (1999). Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics*, 29, 253–268.
- Huidobro-Campos, L. (2000). Peces. En G. de la Lanza-Espino, S. Hernández-Pulido y J. L. Carvajal-Pérez (Eds.), *Organismos indicadores de la calidad del agua y de la contaminación (bioindicadores)* (pp. 195–260). Semarnap/Conagua/IBUNAM/Plaza y Valdés.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (1991). *Conjunto de datos vectoriales del Continuo Nacional. Efectos climáticos regionales*. Escala 1: 250 000 (mayo-octubre) Puerto Vallarta, clave F13-11.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2000). *Estudio hidrológico del estado de Jalisco*. INEGI.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2017). *Conjunto de datos vectoriales de la carta de Uso del Suelo y Vegetación*. Escala 1:250 000. Serie VI. Conjunto Nacional.
- Jiménez, R., Koleff, P., Urquiza-Haas, T., Ruíz González, S. P., Sánchez, C., Oliveros, O. et al. (2016). La informática de la biodiversidad: una herramienta para la toma de decisiones. En J. Sarukhán e I. Pisanty (Comps.), *Capital natural de México, Vol. IV: capacidades humanas e institucionales* (pp. 143–195). México D.F.: Conabio.
- Lomolino, M. V. (2001). Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3-13. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229.x>
- López-López, E. y Paulo-Maya, J. (2001). Changes in the fish assemblages in the Upper Río Ameca, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, 16, 179–187. <https://doi.org/10.1080/02705060.2001.9663803>
- Lyons, J., Máiz-Tomé, L., Tognelli, M., Daniels, A., Meredith, C., Bullock, C. et al. (2020). *The status and distribution of freshwater fishes in Mexico*. Cambridge, Albuquerque, EUA: UICN y ABQ Bio Park.
- Lyons, J. y Mercado-Silva, N. (1999). Patrones taxonómicos y ecológicos entre comunidades de peces en ríos y arroyos en el oeste de Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología*

Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica, 70, 169–190.

- Lyons, J., Navarro-Pérez, S., Cochran, A. P., Santana, C. E. y Guzmán-Arroyo, M. (1995). Index of biotic integrity based on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in west-central México. *Conservation Biology*, 9, 569–584.
- Lyons, J., Piller, K. R., Artigas-Azas, J. M., Domínguez-Domínguez, O., Gesundheit, P., Köck, M. et al. (2019). Distribution and current conservation status of the Mexican Goodeidae (Actinopterygii, Cyprinodontiformes). *Zookeys*, 885, 115–158. <https://doi.org/10.3897/zookeys.885.38152>
- Macías-García, C. (2014). Mode of reproduction, mate choice, and species richness in Goodeid fish. En R. H. Macedo y G. Machado (Eds.), *Sexual selection: Perspectives and models from the Neotropics* (pp. 253–288). San Diego: Academic Press.
- Mar-Silva, V., Mar-Silva, L. M., Herrerías-Diego, Y., Medina-Nava, M. y Domínguez-Domínguez, O. (2019). Translocación de *Chapalichthys encaustus* (Actinopterygii: Goodeidae) en el río Teuchitlán, Jalisco, México. *Hidrobiológica*, 29, 45–47. <https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2019v29n1/Mar>
- Mateos, M., Domínguez-Domínguez, O. y Varela-Romero, A. (2019). A multilocus phylogeny of the fish genus *Poeciliopsis*: solving taxonomic uncertainties and preliminary evidence of reticulation. *Ecology and Evolution*, 9, 1845–1857. <https://doi.org/10.1002/ece3.4874>
- Mateos, M., Sanjur, O. I. y Vrijenhoek, R. C. (2002). Historical biogeography of the fish genus *Poeciliopsis* (Cyprinodontiformes). *Evolution*, 59, 972–984. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01409.x>
- Mercado-Silva, N. y Escandón-Sandoval, D. S. (2008). A comparison of seining and electrofishing for fish community bioassessment in a Mexican Atlantic slope montane river. *North American Journal of Fisheries Management*, 28, 1725–1732. <https://doi.org/10.1577/M08-009.1>
- Mercado-Silva, N., Lyons, J. D., Salgado-Maldonado, G. S. y Medina-Nava, M. (2002). Validation of a fish-based index of biotic integrity for streams and rivers of central Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12, 179–191. <https://doi.org/10.1023/A:1025099711746>
- Miller, R. R., Minckley, W. L., Norris, S. M. y Schmitter-Soto, J. J. (2009). *Peces dulceacuícolas de México*. México D.F.: Conabio/ Sociedad Ictiológica Mexicana/ ECOSUR/ Consejo de Peces del Desierto.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., Norris, S. M. y U. of Michigan, Museum of Zoology. (2005). *Freshwater fishes of México*. University of Chicago Press.
- Minckley, W. L., Miller, R. R., Barbour, C. D., Schmitter-Soto, J. J. y Norris, S. (2009). Ictiogeografía histórica. En R. R. Miller, W. L. Minckley y S. M. Norris (Eds.), *Peces dulceacuícolas de México* (pp. 27–53). México D.F.: Conabio/ Sociedad Ictiológica Mexicana/ ECOSUR/ Consejo de Peces del Desierto.
- Moncayo-Estrada, R., Lyons, J., Ramírez-Herrejon, J. P., Escalera-Gallardo, C. y Campos-Campos, O. (2015). Status and trends in biotic integrity in a sub-tropical river drainage: analysis of the fish assemblage over a three decade period. *River Research and Applications*, 31, 808–824. <https://doi.org/10.1002/rra.2774>
- Moyle, P. B., Kiernan, J. D., Crain, P. K. y Quiñones, R. M. (2013). Climate change vulnerability of native and alien freshwater fishes of California: a systematic assessment approach. *Plos One*, 8, 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063883>
- Nelson, J. S., Grande, T. C. y Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the World (5ta. Ed.)*. Hoboken, Nueva Jersey: John Wiley y Sons.
- Pedraza-Marrón, C. R. (2011). *Cambios en la distribución de peces de agua dulce del centro de México y sus posibles causas antropogénicas (Tesis)*. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.
- Pérez-Rodríguez, R., Domínguez-Domínguez, O., Mar-Silva, A. F., Doadrio, I. y Pérez-Ponce de León, G. (2016). The historical biogeography of the southern group of the sucker genus *Moxostoma* (Teleostei: Catostomidae) and the colonization of central Mexico. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 177, 633–647. <https://doi.org/10.1111/zoj.12383>
- Pérez-Rodríguez, R., Pérez-Ponce de León, G., Domínguez-Domínguez, O. y Doadrio, I. (2009). A new species of *Algansea* (Actinopterygii: Cyprinidae) from the Ameca River basin, in Central Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 483–490. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2009.002.609>
- Poff, N. L., Allan, J. D., Bain, M. B., Karr, J. R., Prestegard, K. L., Richter, B. D., Sparks, R. E. y Stromberg, J. C. (1997). The Natural Flow Regime. *BioScience*, 47, 769–784. <https://doi.org/10.2307/1313099>
- Ramírez-Herrejón, J. P., Mercado-Silva, N., Medina-Nava, M. y Domínguez-Domínguez, O. (2012). Validación de dos índices biológicos de integridad (IBI) en la subcuenca del río Angulo en el centro de México. *Revista de Biología Tropical*, 60, 1669–1685.
- Roper, B. B. y Scarnecchia, D. L. (2001). Pattern of vertebrate diversity, density, and biomass among ten small streams in the South Umpqua River basin, Oregon. *Northwest Science*, 75, 168–175.
- Saldívar-Lucio, R. y Reyes-Bonilla, H. (2011). Monitoreo de la ictiofauna usando grupos taxonómicos superiores en el Parque Nacional Cabo Pulmo, México. *Revista de Biología Tropical*, 59, 871–885.
- Shukla, R. y Bhat, A. (2018). Beta-diversity partitioning and drivers of variations in tropical fish community structure in central India. *Aquatic Sciences*, 80, 18. <https://doi.org/10.1007/s00027-018-0568-1>
- Soberón, J. y Peterson, T. (2004). Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 689–698. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1439>

- Tejerina-Garro, F. L., Maldonado, M., Ibáñez, C., Pont, D., Roset, N. y Oberdorff, T. (2005). Effects of natural and anthropogenic environmental changes on riverine fish assemblages: a framework for ecological assessment of rivers. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48, 91–108. <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132005000100013>
- UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). (2020). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2019-3. Recuperado el 31 de enero de 2020 de: <http://www.iucnredlist.org>
- Valdivia-Ornelas, L. y Castillo-Aja, M. R. (2001). Las regiones geomorfológicas del estado de Jalisco. *Revista Geocalli*, 2, 17–108.
- Van Looy, K., Tormos, T. y Souchon, Y. (2014). Disentangling dam impacts in river networks. *Ecological Indicators*, 37, 10–20. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.10.006>
- Warren, M. L. (2009). Centrarchid Identification and Natural History. En S. J. Cooke y D. P. Philipp (Eds.), *Centrarchid fishes: diversity, biology, and conservation* (pp. 375–533). Singapur: Blackwell Publishing Ltd.
- Warwick, R. M. y Clarke, K. R. (1995). New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129, 301–305.
- Winemiller, K. O. y Jepsen, D. B. (1998). Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53, 267–296. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb01032.x>
- Zarco, A., Espinosa-García, A. C. y Mazari, M. (2010). Riesgo potencial de las actividades del sector económico sobre la biodiversidad y la salud humana. En H. Cotler (Ed.), *Las cuencas hidrográficas de México. Diagnóstico y priorización* (pp. 111–119). México D.F.: Instituto Nacional de Ecología/Semarnat/ Fundación Gonzalo Río Arronte I.A.P.